Revue suisse Zool.	Tome 87	Fasc. 4	p. 907-918	Genève, décembre 1980

Kleptoparasitismus von juvenilen Kreuzspinnen und Skorpionsfliegen in den Netzen adulter Spinnen [1]

von

M. NYFFELER und **G. BENZ**

Abstract

Juvenil orb-weaving spiders and scorpionflies as kleptoparasites of adult web-building spiders. — Dead insects caught in spider webs attract diverse carnivorous arthropods (predators and saprophages). Especially juvenile stages of orb-weaving spiders *(Nuctenea umbratica, N. cornuta, N. sclopetaria)* as well as adult scorpionflies enter the webs of adult spiders and feed there on the dead insects. Since the intruders feed on the potential prey of the web-owners the relationship between the two must be classified as parasitism. However, these intraspecific and interspecific thefts of food are probably special forms of nutritional parasitism with transitions to commensalism. The question how the kleptoparasites avoid being killed by the host spiders has been discussed. Our observations are compared with other published reports and lead to the conclusion that all transitions from purely occasional thefts of food to permanent and compulsory kleptoparasitism exist.

Einleitung

Den zoophagen Tieren stehen für ihre Nahrungsbeschaffung grundsätzlich zwei Möglichkeiten offen: sie überwältigen selber Beutetiere mittels der ihnen angeborenen Jagdstrategie, oder sie stehlen einem anderen Prädator die bereits erbeutete Nahrung. Nahrungsdiebstahl bei Tieren wird in der Literatur häufig als Kleptoparasitismus bezeichnet.

Kleptoparasitismus ist vor allem bei Vögeln weit verbreitet und gut untersucht (Meinertzhagen 1964; Brockmann & Barnard 1979). Daneben kennt man Kleptoparasitismus auch bei Insekten und Spinnen.

Im Mittelmeerraum sowie in subtropisch-tropischen Gebieten kommen kleine Spinnen aus der Gattung *Argyrodes* (Theridiidae) vor, die permanent in den Radnetzen

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Lausanne, 8.-9. März 1980.

grosser Kreuzspinnen schmarotzen (WIEHLE 1928; EXLINE 1945; KULLMANN 1959; LEGENDRE 1960; EXLINE & LEVI 1962; BRIGNOLI 1966). In den letzten Jahren hat VOLLRATH (1976, 1979*a*, 1979*b*) das Verhalten solcher parasitischer Spinnen in Panama eingehend erforscht.

Demgegenüber liegen aus den kalt-gemässigten Zonen bisher nur ganz sporadische Angaben über Beutediebstahl bei Spinnen vor (LOCK 1939; BRISTOWE 1958; ROVNER 1968). Im Verlauf von mehrjährigen spinnenökologischen Freilandstudien gelang es uns, bei einheimischen Spinnen und Insekten wiederholt Fälle von Nahrungsdiebstahl nachzuweisen, und wir möchten im folgenden kurz darüber berichten.

MATERIAL UND METHODEN

Die Untersuchungen wurden zwischen 1975 und 1979 in verschiedenen Biotopen bei Zürich durchgeführt (Tab. 1). Diebisches Verhalten von Insekten und juvenilen Spinnen gegenüber adulten Spinnen wurde im Freiland in Form von Direktbeobachtungen studiert und protokolliert. Um den Skorpionsfliegen-Anteil an der Nahrung von Netzspinnen zu bestimmen, wurden 3484 Beutetiere aus 333 Spinnennetzen mit einer Federpinzette entnommen und später im Labor auf Skorpionsfliegen hin aussortiert. Das Selbstbefreiungsverhalten von Skorpionsfliegen aus Spinnennetzen testeten wir, indem wir mehrere Skorpionsfliegen in leere und besetzte Netze adulter Kreuzspinnen warfen und die Zeit zwischen „Sturz ins Netz" und „Entwischen aus dem Netz" (= Selbstbefreiungszeit) massen.

TABELLE 1.

Biotope, in denen zwischen 1975 und 1979 Nahrungsdiebstähle aus Spinnennetzen beobachtet wurden.

Nahrungsdieb	Wirtsspinne	Biotop	Beob. Jahr
Nuctenea umbratica	*Nuctenea umbratica*	Garten	1975
Nuctenea cornuta	*Nuctenea cornuta*	Feuchte Wiesen [a]	1978-1979
Nuctenea sclopetaria	*Nuctenea sclopetaria*	Brücken über Flüssen	1979
Panorpa sp.	*Argiope bruennichi*	Feuchte Wiesen [a]	1978
Panorpa sp.	*Meta sp.*	Flussufer	1979
Panorpa sp.	*Tetragnatha extensa*	Feuchte Wiesen [a]	1979
	Agelena similis		
Dipteren	div. *Araneus*-Arten	div.	div.

[a] Unbewirtschaftetes, mit Gebüsch durchwachsenes Wiesland an Flussufern.

RESULTATE

Spinnen als Nahrungsdiebe von Spinnen

Beutediebstahl konnte besonders bei nachtaktiven Kreuzspinnen festgestellt werden. Während nämlich bei diesen Arten die adulten Tiere ein ausgesprochenes Nachtleben führen und sich während des Tages im Schlupfwinkel verbergen, sind kleine Jungspinnen in der Ausnützung der Tageszeit flexibler und können auch am Tag Netze

bauen und Beute fangen [1]. Dieses Verhalten wurde auch schon von WIEHLE (1931) bei ganz jungen *Nuctenea* [2] *sclopetaria* beobachtet. Die Radnetze adulter Spinnen sind während des Tages unbewacht und werden in dieser Zeit öfters von ca. 2-3 mm langen Jungspinnen aufgesucht, die in diesen Wirtsnetzen Beute fressen.

1975 konnten wir bei der streng nachtaktiven *Nuctenea umbratica* beobachten, wie eine juvenile Spinne während des Tages in das unbewachte Netz einer adulten Spinne eindrang und im Netzzentrum in der für Kreuzspinnen typischen Lauerstellung auf einfliegende Beute wartete. Als sich ein kleines Insekt im Netz verfing, wurde es von der Jungspinne gefesselt und ausgesogen. Die Jungspinne fing dabei ihrem Wirt Beute weg. Am Abend zog sich die Jungspinne an die Netzperipherie zurück und machte der Adultspinne Platz, die nach Einbruch der Dunkelheit die Nabe ihres Netzes aufsuchte und dort auf Beute lauerte. Am nächsten Morgen sass wieder die Jungspinne im Zentrum dieses Netzes.

Auch bei *Nuctenea cornuta* gelang es uns gelegentlich zu beobachten, dass Jungspinnen während des Tages in den unbewachten Radnetzen von Adultspinnen frassen.

Am häufigsten konnten wir Nahrungsdiebstahl bei der nachtaktiven Kreuzspinne *Nuctenea sclopetaria* feststellen. So beobachteten wir beispielsweise an zwei Tagen im September 1979 in insgesamt 85 von 557 untersuchten Netzen adulter *N. sclopetaria*-Individuen beutestehlende Jungspinnen (Tab. 2). Die in fremde Netze eingedrungenen Jungspinnen lauerten nicht in den Netzzentren, sondern frassen dort, wo jeweils gerade ein Insekt im Netz hing. Sie frassen dabei an kleinen, weichhäutigen Insekten (v.a. Dipteren), ohne diese vorher zu fesseln.

Juvenile Kreuzspinnen frassen nicht nur in den Radnetzen adulter Artgenossen (intraspezifische Beziehungen), sondern drangen auch in die Adultnetze fremder Kreuzspinnenarten ein (interspezifische Beziehungen).

TABELLE 2.

Anzahl Netze von adulten Nuctenea sclopetaria *mit mindestens einer beutestehlenden Jungspinne (September 1979). Die Prozentsätze unterschieden sich an den beiden Beobachtungstagen signifikant (Vierfelder-χ^2-Test, $P < 0.01$).*

Beobachtungsort	Total untersuchte Netze N	Netze mit Beutedieben N	%	χ^2	P
Höngg [a]	402	72	17,9	7,09	<0,01
Höngg [ab]	133	11	8,3	0,02	>0,05
Oberengstringen [b]	22	2	9,1		
Total	557	85	15,3		

[a] 2 verschiedene Daten im September, [b] gleiches Datum.

[1] Die Umstellung von Tag- auf Nachtaktivität könnte damit zusammenhängen, dass ältere Spinnenstadien ein grösseres Angriffsziel für optisch orientierte Spinnenfeinde darstellen.

[2] *Nuctenea* SIMON [= *Araneus* CLERCK]

Erwächst einer juvenilen Kreuzspinne ein Profit, wenn sie einer fremden Spinne Beute stiehlt, anstatt ein eigenes Netz zu bauen? Wie Tab. 3 am Beispiel von *N. sclopetaria* zeigt, sind die Netze adulter Spinnen in Anpassung an den höheren Nahrungsbedarf signifikant grösser als die Netze von Jungspinnen (Mann-Whitney U-Test, $P < 0{,}01$). Dringt eine juvenile Spinne ins Netz einer Adultspinne ein, so steht ihr hier

TABELLE 3.

Vergleich der Netzdurchmesser und -flächen von juvenilen (ca. 2-3 mm langen) und adulten Nuctenea sclopetaria. *Die Netzflächen waren aus den mit einem Massstab gemessenen Netzdurchmessern approximativ als Kreisflächen berechnet worden. Die Mittelwerte unterscheiden sich statistisch signifikant (Mann-Whitney U-Test, $P < 0.01$).*

Stadium	N	Netzdurchmesser $\bar{X} \pm s$	Netzfläche $\bar{X} \pm s$
juvenil	20	8,4 ± 1,8 cm	57,6 ± 25,2 cm²
adult	17	19,3 ± 3,8 cm	304,3 ± 127,7 cm²

für den Beutefang eine mehr als 5fach grössere Netzfläche zur Verfügung (grössere Wahrscheinlichkeit eines Beutefanges), als wenn sie selber ein Netz bauen würde. Zugleich kann die Spinne die Energiekosten für den Bau eines eigenen Netzes einsparen. Dass die Herstellung eines eigenen Netzes für die Spinnen tatsächlich mit hohem Energieaufwand verbunden ist, geht daraus hervor, dass die Spinnen ihr altes Netz vor Einbruch eines Gewitters oder vor Aufbau eines neuen Netzes jeweils auffressen (Recycling, vgl. auch PEAKALL & WITT 1976; PRESTWICH 1977). Mit steigender Anzahl Beutediebe pro Netz nimmt der Netzflächengewinn des einzelnen Beutediebes allerdings rapid ab und würde bei Anwesenheit von mehr als 5 Beutedieben pro Netz sogar negativ. Gelegentlich fanden wir zwei, jedoch nie mehr als drei beutestehlende Jungspinnen pro Wirtsnetz vor, was sich aus der zufälligen Verteilung der Jungspinnen auf die Wirtsnetze erklären lässt (Tab. 4).

TABELLE 4.

Anzahl Netze mit je 0-2 beutestehlenden Jungspinnen. Beobachtungen an einer Nuctenea sclopetaria-*Population bei Zürich-Höngg (17. September 1979). Die beobachtete Verteilung weicht nicht signifikant von einer Zufalls-Verteilung ab (Goodness of fit-Test, $P > 0.05$).*

Anzahl Beutediebe pro Netz	Beobachtete Verteilung (B)	Poisson-Verteilung (E)	$\frac{(B-E)^2}{E}$
0	330	325,86	0,05
1	60	68,43	1,04
2	12	7,18	3,24
3	0	0,50	0,50
Σ	402	402	$\chi^2 = 4{,}83$ $\chi^2_{3;\,0.05} = 7{,}82$

Insekten als Nahrungsdiebe von Spinnen

Aber nicht nur Spinnen stehlen den Spinnen Nahrung. Auch diverse kleine Räuber und Aasfresser aus andern Tiergruppen wie Käfer, Wespen, Dipteren und Skorpionsfliegen werden von den in Spinnennetzen aufgehängten Insektenkadavern angezogen.

Häufig beobachteten wir, dass sich in den Radnetzen grosser Kreuzspinnen *(Araneus diadematus, Araneus ceropegius, Araneus quadratus, Argiope bruennichi)* kleine Fliegen auf toten Bienen aufhielten. Manchmal sassen diese Dipteren auch auf Bienen, die gerade von Krabbenspinnen ausgesogen wurden. Aus der Literatur ist bekannt, dass kleine Fliegen aus der Familie Milichiidae regelmässig als Kommensalen von Spinnen auftreten (vgl. auch ROBINSON & ROBINSON 1977).

1978 und 1979 konnten wir in Flussuferbiotopen bei Zürich beobachten, wie Skorpionsfliegen-Imagines (Gattung *Panorpa*) in die Fangnetze von Spinnen eindrangen und dort an toten Insekten frassen. Fressaktive Skorpionsfliegen fanden wir zwischen Juli und September in den Netzen von Kreuzspinnen *(A. bruennichi, Meta sp.)*, Streckerspinnen *(Tetragnatha extensa)* und Trichterspinnen *(Agelena similis)*. Manchmal frassen bis zu drei Skorpionsfliegen gleichzeitig in einem einzigen Netz. Das Nahrungsspektrum der Skorpionsfliegen setzte sich dabei aus toten, z.T. eingewickelten Heuschrecken, Zikaden, Fliegen und Köcherfliegen zusammen.

Es stellt sich die Frage, ob und wie Skorpionsfliegen in Spinnennetzen fressen können, ohne dabei selber von den Spinnen gefressen zu werden. Dazu konnten wir folgende Beobachtungen anstellen:

— Skorpionsfliegen landeten oft auf grösseren Beutetieren (z.B. Heuschrecken) und frassen dort, ohne sich dabei im Netz zu verfangen.
— Trotzdem blieben gelegentlich Skorpionsfliegen mit einem Flügel oder einem anderen Körperteil an einem Klebfaden haften. Von diesen Tieren gelang es den meisten, sich in kürzester Zeit wieder aus dem Netz loszureissen (Selbstbefreiungszeit: 1-4 sec.). Skorpionsfliegen wurden daher nur selten von Spinnen erbeutet. Nach unserer Hypothese lässt sich dieses Selbstbefreiungsvermögen dadurch erklären, dass die Cuticula der Skorpionsfliegen nur wenig an den Klebtröpfchen der Fangfäden haftet.
— Ins Netz geratene Skorpionsfliegen wurden von bereits fressenden Spinnen nur relativ selten attackiert.

Auch Freilandstudien über das Nahrungsspektrum von Kreuzspinnen in einem Skorpionsfliegenbiotop ergaben, dass diese Insekten nur einen sehr geringen Anteil an der gesamten Nahrung von Netzspinnen ausmachten (Tab. 5).

TABELLE 5.

Skorpionsfliegenanteil in der Nahrung von drei Kreuzspinnenarten in einer unbewirtschafteten, feuchten Wiese bei Zürich-Opfikon (August bis September 1979).

Spinnenart	Anzahl Netze	Anzahl Beute	Anzahl *Panorpa*	% *Panorpa* in der Beute
Argiope bruennichi	100	975	1	0,10
Araneus diadematus	133	795	2	0,25
Araneus quadratus	100	1714	0	0
Total	333	3484	3	0,09

DISKUSSION

Sind nahrungsstehlende Spinnen und Skorpionsfliegen Kommensalen oder Nahrungsparasiten?

SCHWERDTFEGER (1978) definiert Kommensalismus wie folgt: „Ein Tier gesellt sich zu einem anderen, um seinen Nahrungserwerb zu erleichtern. Das kann für den nichtgefragten Gastgeber völlig belanglos sein. Der Mitesser kann aber auch die Ernährung des Gastgebers schmälern. Ist dies in beträchtlichem Masse der Fall, so geht der Kommensalismus in Nahrungsparasitismus über".

Die juvenilen Kreuzspinnen und die Skorpionsfliegen-Imagines fressen in den Netzen ihrer Wirte an Insekten, die für die Wirtsspinnen potentielle Nahrung darstellen. Sie leben dabei auf Kosten der Wirtsspinnen und schmälern deren Nahrungsbasis, ohne allerdings dabei die Wirtsspinnen essentiell zu schädigen. Gesamthaft betrachten wir daher die von uns beobachteten Beziehungen zwischen Beutedieben und Wirtsspinnen als Übergangsform von Kommensalismus zu Nahrungsparasitismus.

Bei den meisten von uns beobachteten Nahrungsdiebstählen unter Spinnen handelte es sich um intraspezifische Ereignisse. Es stellt sich die Frage, ob man bei Beziehungen zwischen Artgenossen überhaupt von Parasitismus sprechen darf. OSCHE (1973) nennt Beispiele von „Artgenossen als Parasiten". Nach OSCHE gehören solche Fälle allerdings in den Grenzbereich des Parasitismus. Er schreibt dazu: „Beim Parasitismus von Artgenossen ist die Grenze zur Brutpflege fliessend".

Deuten die beobachteten Aufenthalte juveniler Kreuzspinnen in den Netzen adulter Artgenossen auf Brutpflege oder auf Wirt-Parasiten-Verhältnisse hin?

Da Brutpflege bei verschiedenen Netzspinnenarten vorkommt (PÖTZSCH 1963; KULLMANN 1968), stellt sich die Frage, ob die von uns beobachteten Aufenthalte juveniler Kreuzspinnen in Netzen adulter Artgenossen eventuell ebenfalls auf Brutpflege-Beziehungen hindeuten.

KULLMANN (1968) umschreibt den Begriff „Brutpflege" wie folgt: „Der Ausdruck Brutpflege sollte auf die Fälle beschränkt bleiben, in denen die Brut, also die frisch geschlüpften Jungspinnen, unmittelbar umsorgt wird, wobei es zu einem Kontakt zwischen den lebenden Partnern kommt".

Für die Entscheidung, ob es sich bei den von uns festgestellten Beziehungen um Brutpflege oder um Nahrungsparasitismus handelt, sind folgende Beobachtungen von Bedeutung:

— Die Jungspinnen fressen in den Wirtsnetzen zu Tageszeiten, an denen die Adultspinnen in ihren Schlupfwinkeln versteckt sind. Es kommt daher, zumindest während des Tages, zu keinen Kontakten zwischen Jungspinnen und Adultspinnen. Ob auch während der Nacht Jungspinnen in Wirtsnetzen fressen, ist noch nicht bekannt.

— Die Jungspinnen werden nicht von adulten Weibchen mit Nahrung versorgt, sondern suchen selbständig kleine, ins Netz geratene Insekten.

— Während aus jedem Kreuzspinnenkokon zahlreiche Jungspinnen schlüpfen, fanden wir jeweils nur 0-2 (höchstens 3) Jungspinnen pro Wirtsnetz. Ob die in einem Wirts-

netz gefundenen Jungspinnen jeweils dem von dieser Wirtsspinne gebauten Eikokon entstammten, liess sich nicht feststellen.

— Nur ein Teil der Jungspinnen frisst jeweils in Wirtsnetzen, die restlichen grössengleichen Tiere fangen ihre Beute mit eigenen Radnetzen. Der Aufenthalt in einem Wirtsnetz ist folglich lediglich eine Alternative zum Aufenthalt in einem eigens erbauten Netz.

— Die juvenilen Kreuzspinnen fressen nicht nur in Adultnetzen von Artgenossen, sondern dringen auch in die Netze artfremder Kreuzspinnen ein und ernähren sich dort (intraspezifische und interspezifische Nahrungsdiebstähle).

Alle diese Beobachtungen deuten nicht auf Brutpflege hin, da sich Kontakte zwischen Jungspinnen und Adultspinnen nicht nachweisen liessen. Folglich muss es sich um eine parasitische Beziehung handeln.

Übergänge von Gelegenheitsdiebstahl zu permanentem und obligatorischem Kleptoparasitismus bei Spinnen

Lock (1939) gelang es mehrmals, Krabbenspinnen beim Stehlen von Beute aus Spinnennetzen zu beobachten. Nyffeler & Benz (unpubl.) fanden eine Krabbenspinne *(Xysticus sp.)* im Fangtrichter einer Trichterspinne *(Agelena sp.)* beim Aussaugen einer Heuschrecke. Hier handelt es sich um Beispiele von Gelegenheitsdiebstahl.

Demgegenüber gibt es Krabbenspinnen, bei denen sich Nahrungsdiebstahl zur eigentlichen Jagdstrategie entwickelt hat. Auf Inseln Hinterindiens leben die beiden Krabbenspinnen *Misumenops nepenthicola* und *Thomisus nepenthiphilus* beständig in den Fangkannen fleischfressender Pflanzen (Gattung *Nepenthes*). Diese Spinnen stehlen regelmässig Insekten aus den *Nepenthes*-Kannen, wobei sie morphologischen Anpassungen zu verdanken scheinen, dass sie dabei vom Kannensekret nicht angegriffen werden (Wiehle 1954). Da diese Krabbenspinnenarten nach bisherigem Wissen ausschliesslich in den Fangkannen fleischfressender Pflanzen leben und dort auch ihre Eikokons ablegen, dürfte es sich hier um zwei Beispiele von permanentem und obligatorischem Kleptoparasitismus handeln.

Auch bei den Kreuzspinnen kommen verschiedene Abstufungen von gelegentlichem bis hin zu regelmässig auftretendem Nahrungsdiebstahl vor.

Bei *N. umbratica* und *N. cornuta* ist Nahrungsdiebstahl eine nur selten realisierte Möglichkeit der Nahrungsbeschaffung; denn die meisten Jungspinnen dieser beiden Arten jagen ihre Beute mit eigenen kleinen Radnetzen. Es handelt sich hier folglich um Beispiele von Gelegenheitsdiebstahl.

Wesentlich häufiger tritt Nahrungsdiebstahl bei *N. sclopetaria* auf. Diese Art lebt nämlich in Gewässernähe in lokal extrem hohen Individuendichten, was — analog zu sozial organisierten Spinnen (Burgess 1978) — die Häufigkeit innerartlicher Interaktionen (inkl. Beutediebstahl) stark erhöht. Aber auch bei *N. sclopetaria* schmarotzt jeweils nur ein Teil der Jungspinnen in Wirtsnetzen, während die restlichen Jungspinnen mittels eigener kleiner Radnetze Insekten fangen. Hier handelt es sich um ein Beispiel von temporärem und fakultativem Kleptoparasitismus.

Im Gegensatz dazu findet man in Kreuzspinnennetzen südlicher Gebiete permanent kleptoparasitische Spinnen. Diese kleinen Diebsspinnen (Gattung *Argyrodes*) erstellen keine eigenen Fanggewebe mehr, verbringen ihr ganzes Leben in Wirtsnetzen und ernähren sich ausschliesslich durch Nahrungsdiebstahl. Sie sind verhaltensmässig und morphologisch (modifizierte Klauen) für ein Leben in den Netzen fremder Spinnen-

familien angepasst (KULLMANN 1959; LEVI 1978; VOLLRATH 1979*a*, 1979*b*). Diese Spinnen sind folglich permanente und obligatorische Kleptoparasiten.

Ferner ist bekannt, dass bei tropischen Kreuzspinnen (Gattung *Nephila*) die kleinen Männchen in den Radnetzen der wesentlich grösseren Weibchen schmarotzen (WIEHLE 1954; ROBINSON & ROBINSON 1973). Wieweit es sich auch hier um regelmässig auftretende Ereignisse handelt, vermögen wir nicht zu beurteilen.

Übergänge von Nahrungsdiebstahl zu Netzdiebstahl bei Spinnen

Während wir immer nur beobachten konnten, dass Spinnen in die Radnetze grösserer Spinnen eindrangen, liegen Literaturberichte vor, wonach Spinnen auch in die Netze gleich grosser oder kleinerer Spinnen eindringen. Für die in fremde Netze eindringenden Spinnen ergeben sich folgende Möglichkeiten:

— *Der Eindringling ist wesentlich kleiner als die Wirtsspinne*

Der Eindringling kann der Wirtsspinne bereits getötete Insekten stehlen (Nahrungsdiebstahl) oder im Wirtsnetz selber Beute töten (gemeinsame Benutzung des Fangnetzes durch Eindringling und Wirt). Ein Beispiel für die gemeinsame Benutzung eines Netzes liegt bei der juvenilen *N. umbratica* vor, die während des Tages mit dem Netz eines versteckten adulten Artgenossen Beute fing. Es handelt sich hier um ein Beispiel für die tageszeitlich alternierende Nutzung eines Fangwerkzeuges durch zwei verschiedene Tierindividuen, wobei das in der Ausnutzung der Tageszeit flexiblere Individuum seine Jagdzeiten in die Aktivitätspausen seines nachtaktiven Wirtes einpasst.

— *Der Eindringling ist ungefähr gleich gross wie die Wirtsspinne*

In solchen Situationen kann es zur Verjagung des Eindringlings, zu Kampfhandlungen zwischen Eindringling und Wirt oder zur Duldung des Eindringlings durch den Wirt kommen (ROVNER 1968; BUSKIRK 1975). Ein Beispiel für Koexistenz in einem Wirtsnetz hat ENDERS (1974) bei Laborstudien an juvenilen Kreuzspinnen beobachtet. Er schreibt: „... in crowded small (0,06 m^3) boxes, used to rear *Argiope aurantia* from the egg sac, I regularly noted that two small spiders (usually second instar) were on one web, usually in the normal head-down position at the hub, but one on either side".

— *Der Eindringling ist wesentlich grösser als die Wirtsspinne*

In solchen Situationen kommt es vor, dass der Eindringling die Wirtsspinne verjagt, deren Netz in Besitz nimmt und als Fangwerkzeug verwendet. ENDERS (1974) schreibt dazu: „In these rearing boxes I also occasionally noted that small spiders' webs were taken by others, distinguishable by being two instars larger". In freier Natur konnte Netzdiebstahl bei mittel- und südamerikanischen Kreuzspinnenarten beobachtet werden (BUSKIRK 1975; EBERHARD *et al.* 1978).
Ein Spezialfall von Netzdiebstahl liegt dort vor, wo Spinnen die Netze anderer Spinnen auffressen (VOLLRATH 1976).

Es existieren bei Spinnen fliessende Übergänge von kurzfristigem Eindringen in ein Nachbarnetz (Beutediebstahl), zu langfristigem Aufenthalt in einem Wirtsnetz (gemeinsame Benutzung eines Fangnetzes) bis hin zur Vertreibung der Wirtsspinne durch den Eindringling (Netzdiebstahl).

TABELLE 6.

Spinnen als Nahrungsdiebe und/oder Nahrungswirte (Literaturzusammenstellung)

	Nahrungsdieb	Nahrungswirt	Autoren
Intraspezif. Beziehungen:	Argiopidae (juvenil)	Argiopidae (adulte ♀)	NYFFELER & BENZ (1980)
	Argiopidae (adulte ♂)	Argiopidae (adulte ♀)	WIEHLE (1954)
	Linyphiidae (adulte ♂)	Linyphiidae (adulte ♀)	ROVNER (1968)
	Linyphiidae (adulte ♀)	Linyphiidae (adulte ♀)	ROVNER (1968)
	Oecobiidae	Oecobiidae	BURGESS (1978)
Interspezif. Beziehungen:	Argiopidae	Argiopidae	NYFFELER & BENZ (1980)
	Tetragnathidae	Argiopidae	NYFFELER & BENZ (1980)
	Tetragnathidae	Linyphiidae	LOCK (1939)
	Theridiidae [a]	Theridiidae	EXLINE & LEVI (1962)
	Theridiidae [a]	Argiopidae	KULLMANN (1959)
	Theridiidae [a]	Linyphiidae	KULLMANN (1959)
	Theridiidae [a]	Agelenidae	EXLINE & LEVI (1962)
	Theridiidae [a]	Dipluridae	VOLLRATH (1978)
	Symphytognathidae	Dipluridae	VOLLRATH (1978)
	Pholcidae	Argiopidae	BLANKE (1972)
	Oonopidae [b]	Agelenidae	BRISTOWE (1958)
	Oonopidae [b]	Amaurobiidae	BRISTOWE (1958)
	Ohrwürmer	Netzspinnen	LOCK (1939)
	Ameisen	Netzspinnen	LOCK (1939)
	Weichkäfer	Netzspinnen	NYFFELER & BENZ (1980)
	Skorpionsfliegen	Netzspinnen	THORNHILL (1975)
	Tanzfliegen	Netzspinnen	LAURENCE (1948)
	Wespen	Netzspinnen	BLANKE (1972)
	Libellen	Netzspinnen	VOLLRATH (1979*a*)
	Kolibris	Netzspinnen	YOUNG (1971)
	Krabbenspinnen	Netzspinnen	LOCK (1939)
	Krabbenspinnen	Fleischfress. Pflanzen	WIEHLE (1954)

[a] Gattung *Argyrodes*, [b] nach BRISTOWE Kommensalen.

Spinnen als Nahrungsdiebe und/oder Nahrungswirte

Bei Spinnen (besonders Netzspinnen) ist Nahrungsdiebstahl weit verbreitet, wobei die Spinnen Nahrungsdiebe und/oder -wirte sein können (Tab. 6). Nach unseren Beobachtungen ereignen sich intra- und interspezifische Nahrungsdiebstähle dort gehäuft, wo Spinnen auf engem Raum in grosser Zahl zusammenleben (grosse Konzentrationen von potentiellen Nahrungsdieben und -wirten). Ähnliches stellten BROCKMANN & BARNARD (1979) bei Vögeln fest. Sie schrieben: „For kleptoparasitism to become more than of incidental occurrence, there must be large numbers of available hosts. Such is obviously the case in the large seabird colonies where there are hundreds of auks, gulls, terns and skuas nesting in one restricted locality".

Sind die Spinnen für die Skorpionsfliegen nützlich oder schädlich?

Skorpionsfliegen waren bereits bei Schaffhausen (J. WALTER, mündl. Mitt.) und in Deutschland (LOCK 1939) beim Fressen in Spinnennetzen beobachtet worden.

In den Wäldern Südost-Michigans (USA) hat THORNHILL (1975) häufig Skorpionsfliegen *(Panorpa spp.)* beim Stehlen von Nahrung in Spinnennetzen beobachtet. Er stellte fest, dass von 675 fressaktiven Skorpionsfliegen deren 22,7% ihr Futter aus Spinnennetzen stahlen.

Diese Beobachtungen aus Europa und USA zeigen, dass Spinnennetze für die Skorpionsfliegen *(Panorpa spp.)* generell Futterquellen sein können. Da die Spinnennetze für die Skorpionsfliegen zugleich potentielle Todesfallen sind, ist es schwierig, quantitativ zu erfassen, ob im Endeffekt die Nutzwirkung (Spinnennetze als Futterquelle) oder die Schadwirkung (Spinnen als Fressfeinde) überwiegt. Auf Grund der von THORNHILL (1975) und von uns beobachteten spezifischen Verhaltensweisen der Skorpionsfliegen bei Aufenthalten in Spinnennetzen vermuten wir, dass Skorpionsfliegen an die Spinnengefahr angepasst sind, wie dies bereits von anderen Insektengruppen (besonders Lepidopteren) bekannt ist (EISNER *et al.* 1964). Die Spinnen wären folglich für die Skorpionsfliegen überwiegend nützlich. Diese Hypothese muss allerdings noch mit mehr Datenmaterial verifiziert werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Die in den Fangnetzen von Spinnen hängenden Insektenkadaver ziehen diverse Nahrungsdiebe (kleine Räuber und Aasfresser) an. Vor allem juvenile Stadien von Kreuzspinnen *(Nuctenea umbratica, N. cornuta, N. sclopetaria)* sowie Imagines von Skorpionsfliegen *(Panorpa sp.)* dringen in die Fangnetze adulter Spinnen ein und ernähren sich dort von toten Insekten. Da die Netzgäste dabei an potentieller Wirtsbeute fressen, muss ihr Verhältnis zu den Wirtsspinnen als Parasitismus bezeichnet werden. Es dürfte sich bei diesen intra- und interspezifischen Futterdiebstählen allerdings um Sonderformen von Nahrungsparasitismus mit fliessenden Übergängen zu Kommensalismus handeln. Es wurde die Frage diskutiert, ob und wie die Nahrungsdiebe in den Wirtsnetzen schmarotzen können, ohne dabei von den Wirtsspinnen getötet zu werden. Unsere Beobachtungsergebnisse wurden verglichen mit Berichten aus der Literatur, wobei wir feststellen konnten, dass bei Spinnen verschiedene Abstufungen von reinem Gelegenheitsdiebstahl bis hin zu permanentem und obligatorischem Kleptoparasitismus vorkommen.

LITERATURVERZEICHNIS

BLANKE, R. 1972. Untersuchungen zur Ökophysiologie und Ökethologie von *Cyrtophora citricola* Forskal (Araneae, Araneidae) in Andalusien. *Forma et Functio* 5: 125-206.

BRIGNOLI, P. M. 1966. Le societa eterotipiche degli Araneidi I. Rc. *Accad.* naz. *XL* (ser. 4) 16: 219-246.

BRISTOWE, W. S. 1958. The world of spiders. *Collins, London*, 304 pp.

BROCKMANN, H. J. and C. J. BARNARD, 1979. Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* 27: 487-514.

BURGESS, J. W. 1978. Social behavior in group-living spider species. *Symp. zool. Soc. Lond.* 42: 69-78.

BUSKIRK, R. E. 1975. Aggressive display and orb defence in a colonial spider, *Metabus gravidus*. *Anim. Behav.* 23: 560-567.

EBERHARD, W. G., M. BARRETO and W. PFIZENMAIER, 1978. Web robbery by mature male orb-weaving spiders. *Bull. Br. arachnol. Soc.* 4: 228-230.

EISNER, T., R. ALSOP and G. ETTERSHANK, 1964. Adhesiveness of spider silk. *Science* 146: 1058-1061.

ENDERS, F. 1974. Vertical stratification in orb-web spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology* 55: 317-328.

EXLINE, H. 1945. Spiders of the genus *Conopistha* (Theridiidae, Conopisthinae) from northwestern Peru and Ecuador. *Ann. ent. Soc. Am.* 38: 505-528.

EXLINE, H. and H. LEVI, 1962. American spiders of the genus *Argyrodes* (Theridiidae). *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 127: 75-204.

KULLMANN, E. 1959. Beobachtungen und Betrachtungen zum Verhalten der Theridiide *Conopistha argyrodes* Walckenaer (Araneae). *Mitt. zool. Mus. Berlin* 35: 275-292.

— 1968. Soziale Phänomene bei Spinnen. *Insectes soc.* 15: 289-298.

LAURENCE, B. R. 1948. Observations on *Microphorus crassipes* Macq. (Diptera, Empididae). *Entomologist's mon. Mag.* 84: 282-283.

LEGENDRE, R. 1960. Quelques remarques sur le comportement des *Argyrodes* Malgaches (Araneae: Theridiidae). *Annls Sci. nat. (Zool.)* 12: 507-512.

LEVI, H. W. 1978. Orb-webs and phylogeny of orb-weavers. *Symp. zool. Soc. Lond.* 42: 1-15.

LOCK, F. 1939. Aus dem Leben der Spinnen. *Verlag Hohenlohesche Buchhandlung, Öhringen*, 160 pp.

MEINERTZHAGEN, R. 1964. Piracy. In: A New Dictionary of Birds (Ed. by A. L. Thomson), p. 633. *London: Thomas Nelson & Sons Ltd.*

OSCHE, G. 1975. Ökologie. Grundlagen — Erkenntnisse — Entwicklungen der Umweltforschung. *Herder Verlag, Freiburg*, 143 pp.

PEAKALL, D. B. and P. N. WITT, 1976. The energy budget of an orb web-building spider. *Comp. Biochem. Physiol.* 54 A: 187-190.

PRESTWICH, K. N. 1977. The energetics of web-building in spiders. *Comp. Biochem. Physiol.* 57 A: 321-326.

PÖTZSCH, J. 1963. Von der Brutfürsorge heimischer Spinnen. *Die Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt*, 104 pp.

ROBINSON, M. H. and B. ROBINSON, 1973. Ecology and behavior of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithson. Contr. Zool.* 149: 1-76.

— 1977. Associations between flies and spiders: Bibiocommensalism and dipsoparasitism. *Psyche, Cambr.* 84: 150-157.

ROVNER, J. S. 1968. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). *Z. Tierpsychol.* 25: 232-242.

SCHWERDTFEGER, F. 1978. Lehrbuch der Tierökologie. *Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin*, 384 pp.

THORNHILL, R. 1975. Scorpionflies as kleptoparasites of web-building spiders. *Nature* 258: 709-711.

VOLLRATH, F. 1976. Konkurrenzvermeidung bei tropischen kleptoparasitischen Haubennetzspinnen der Gattung *Argyrodes*. *Entomol. Ger.* 3: 104-108.

— 1978. A close relationship between two spiders (Arachnida, Araneidae): *Curimagua bayano* synecious on a *Diplura* species. *Psyche, Cambr.* 85: 347-353.

— 1979*a*. Behaviour of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae, Theridiidae). *Anim. Behav.* 27: 515-521.

VOLLRATH, F. 1979*b*. Vibrations: Their signal function for a spider kleptoparasite. *Science* 205: 1149-1151.

WIEHLE, H. 1928. Beiträge zur Biologie der Araneen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 11: 115-151.

— 1931. Araneidae. In DAHL: *Tierwelt Deutschlands*, 23. Teil, Fischer, Jena, 136 pp.

— 1954. Aus dem Spinnenleben wärmerer Länder. *Die Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt*, 88 pp.

YOUNG, A. M. 1971. Foraging for insects by a tropical hummingbird. *Condor* 73: 36-45.

Anschrift der Verfasser:

Entomologisches Institut,
Eidgenössische Technische Hochschule,
ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich, Schweiz